

Alarmpheromone und Kolonieverteidigung
bei der Gattung Apis (Insecta:Hymenoptera)

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

der

Naturwissenschaften

vorgelegt dem

Fachbereich Biologie der Johann Wolfgang Goethe Universität
zu Frankfurt am Main

eingereicht von

Jürgen Weiß

aus

Offenbach am Main

Frankfurt am Main

1977

Zum Druck gekürzt mit Genehmigung des Fachbereiches

Biologie



Dekan: Prof. Dr. W. Beier

1. Gutachter: Doz. Dr. N. Koeniger

2. Gutachter: Prof. Dr. U. Maschwitz

Tag der mündlichen Prüfung: 26.8.1977

Tag der Promotion: 26.8.1977



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550826_0004

I. ALLGEMEINES

Die Gefahrenalarmierung der Westlichen Honigbiene Apis mellifica kann heute als gut untersucht gelten. Über das Verteidigungsverhalten der drei asiatischen Apis-Arten ist bisher wenig oder nichts bekannt. Aufgabe der vorliegenden Dissertation war es, das Alarmverhalten der vier Honigbienenarten vergleichend zu untersuchen und mögliche Unterschiede in der Morphologie des Stachelapparates aufzuzeigen.

II. STACHELMORPHOLOGIE

Der interspezifische Vergleich des Stachelapparates hat gezeigt, daß die meisten Parameter wie z.B. Gesamtlänge des Stachelschaftes, Länge des Widerhakenabschnittes, Länge und Breite des Bulbus usw. in ihren Proportionen die äußeren Größenverhältnisse der einzelnen Arten widerspiegeln. Die Widerhakenstrukturen des Stachelschaftes haben dagegen ein abweichendes Bild ergeben.

Die Stachelrinne von A. mellifica weist nur vereinzelt Ansätze widerhakenähnlicher Strukturen auf, die jedoch in der Regel nicht posterior eingeschnitten sind. Bei A. cerana ist das vierte Widerhakenpaar der Stachelrinne meist stark reduziert oder überhaupt nicht ausgebildet, bei A. dorsata ist immerhin bei vier von zehn untersuchten Stachelrinnen ein viertes Widerhakenpaar vorhanden. Bei A. florea wurde in allen untersuchten Fällen eine gut entwickelte Struktur von vier Widerhakenpaaren gefunden.

Die Untersuchung der Stechborstenwiderhaken ergab, daß A. dorsata, A. mellifica und A. cerana elf Widerhaken pro Stechborste besitzen, A. florea nur zehn. Dabei sind die Widerhaken eins bis drei bei A. dorsata, A. mellifica und A. florea gut entwickelt und besitzen ausgeprägte posteriore Einschnitte, während bei A. cerana das erste Widerhakenpaar in neun von zehn Fällen nur als schwache Ausbuchtung ohne meßbaren Einschnitt vorhanden ist.

Der neunte Stechborstenwiderhaken ist mit 20° bei A. dorsata am weitesten von der Schaftlängsachse abgewinkelt, es folgen A. florea (18°), A. mellifica (10°) und A. cerana (7°). Bei A. dorsata ist der neunte Stechborstenwiderhaken mit 22,95 μm am tiefsten posterior eingeschnitten, es folgen A. mellifica (16,75 μm), A. florea (14,62 μm) und A. cerana (10,13 μm).

III. VERHALTENSBEOBSACHTUNGEN

1. Apis dorsata

Auf mechanische Störung reagiert eine Kolonie der Riesenhonigbiene in der Regel mit zwei-bis dreimaligem Zischverhalten. Danach starten mehrere hundert Tiere gleichzeitig zum Angriffsflug. Sobald sie das Störobjekt lokalisiert haben, fliegen sie mit hoher Geschwindigkeit darauf zu und prallen mit unverminderter Wucht auf. Die auf dem Störobjekt zurückgebliebenen Stacheln wirken infolge ihres Alarmstoffgehaltes erregend auf weitere angreifende Bienen. Gleichzeitig markieren sie das gestochene Objekt, so daß Suchbienen ein flüchtendes Störobjekt noch über 15 min nach Alarmierungsbeginn und mehr als 2 km weit von ihrem Nest entfernt finden und von einem nicht gestochenen unterscheiden können. Wenn die Alarmierung abgeschlossen ist, kehren die Bienen zu ihrem Nest zurück. Dort bilden sie den sog. Bienenvorhang, d.h., sie sitzen nicht mehr in mehreren Lagen übereinander (wie vor der Alarmierung) auf der Wabe, sondern hängen nur noch einlagig aneinander, und auf diese Weise tief über den Wabenunterrand herab. Aus diesem "Bart" heraus starten bei neuerlicher Störung die Angriffswellen meist ohne vorheriges Zischverhalten.

2. Apis florea

Auch hier erfolgt bei mechanischer Reizung zunächst Zischverhalten, auf Anblasen des Volkes dagegen stiebt sofort eine kleine Wolke von Bienen nach allen Seiten von der Wabe auf und unternimmt Angriffsflüge in die nähere Umgebung des Volkes: während aber bei A. dorsata ca. 50% aller angreifenden Tiere auch Stechversuche unternehmen, sind es bei A. florea nur etwa 35%.

Das Gros der angreifenden Zwerghonigbienen ist in der Regel nach dreißig Sekunden wieder auf die Wabe zurückgekehrt, nur wenige Tiere verfolgen einen Feind weiter als etwa zehn bis zwanzig Meter. Bartbildung kommt bei A. florea nur nach besonders schweren Verteidigungsaktionen vor.

3. Apis cerana

Auf mechanische Reizung zeigt auch A. cerana zunächst Zischverhalten; wird der Reiz wiederholt, so drängen sich nach einigen Sekunden zahlreiche Bienen aus dem Flugloch; einige von ihnen

starten unmittelbar zum Angriffsflug, andere laufen erregt am Flugloch hin und her. Nähert sich in dieser Phase ein Störobjekt dem Flugloch, so steigt die Zahl der abfliegenden Bienen stark an. Ist die Erregung stark genug, können sie - in kleinen Gruppen fliegend - bis über zwanzig Meter weit verfolgen. Die Zahl der angreifenden Bienen, die auch Stechversuche unternehmen, liegt mit ca. 40% über den Werten der Zwerghonigbiene.

IV. CHEMISCHE GEFAHRENALARMIERUNG

Reizt man eine Bienenarbeiterin am Stockeingang bzw. auf der Wabe im Bereich des physiologischen Flugloches, indem man sie mit einer Pinzette festhält, geraten die in der Nähe befindlichen Tiere in Erregung: sie laufen schnell hin und her, riechen an der gereizten Arbeiterin; einige nehmen Wächterstellung ein, andere fliegen ab, um in der Nestumgebung befindliche Gegenstände anzugreifen. Bietet man dagegen einem Honigbienenvolk einen frisch präparierten Stachelapparat, so löst dies eine Reihe spezifischer Verhaltensweisen aus: Erste Reaktion ist auch hier die Beschleunigung der Laufaktivität, und zwar mit einer starken Orientierung auf den - nach Alarmstoff duftenden - Stachelapparat. Einige Bienen laufen zu ihm hin und beginnen, ihn durch Betrillern mit den Antennen zu untersuchen. Während nun einige Bienen beginnen, das gebotene Objekt zu beißen, zeigen andere Schwirrverhalten, das bei A. florea häufiger als bei den anderen Honigbienenarten beobachtet wird: die Tiere vollführen dabei mit leicht nach oben gestelltem Abdomen eine Drehung des ganzen Körpers. Schwirren kann zum Volk gerichtet oder von ihm abgewendet erfolgen; auch kann es beim selben Tier im Wechsel mit Beißverhalten beobachtet werden.

Erreicht die Alarmstoffkonzentration im aktiven Raum eine ausreichende Höhe, wird die Erregung einiger Bienen bis zum Stechen gesteigert. Dies führt durch seinen deutlich alarmierenden Effekt in sehr vielen Fällen zur Sekundäralarmierung, d.h., die Bienen werden nicht mehr allein durch den präparierten Stachelapparat alarmiert, sondern der freiwerdende Alarmstoff der stechenden Biene steigert seinerseits die Erregung. Giftsterzeln kann bei A. dorsata und A. mellifica häufig beobachtet werden, bei A. cerana und A. florea tritt es seltener auf.

Kommt es nicht zur Sekundäralarmierung, ist die Wirkung eines Stachelapparates von A. mellifica und A. cerana in der Regel nach 3 - 4 min abgeklungen. Ein Stachel der Zwerghonigbiene dagegen behält bis über 5 min lang seine Attraktivität bei einem Volk der eigenen Art: eine Gruppe von 20 bis über 100 Bienen zeigt dabei charakteristische Pulkbildung, d.h., die Tiere schieben sich - in mehreren Lagen übereinander - in Keilformation auf den gebotenen Stachelapparat zu und verharren etwa 0,5 - 2 cm vor ihm. Während der größte Teil der Bienen jeder Bewegung in seiner Umgebung durch synchrone Kopfdrehungen mit steil nach vorne gestreckten Antennen folgt, lösen sich immer wieder einzelne Tiere aus dem Pulk und laufen zum Stachelapparat, oder unternehmen Angriffsflüge. 6 - 8 min nach Exposition eines frisch präparierten Stachelapparates verteilen sich die Bienen des Pulks wieder gleichmäßig im Bereich der Wabenoberseite, die Alarmierung ist damit beendet.

V. DER BIOTEST

Zum Biotest an A. mellifica, cerana und florea wurde eine Versuchsplattform verwendet, die vor dem Flugloch bzw. bei A. florea im Bereich des physiologischen Flugloches angebracht wurde. Die Plattform war in ihrer Mitte durch eine senkrecht auf ihr stehende Glaswand in zwei Abteile getrennt; in der Mitte jedes der Abteile war eine Vertiefung angebracht, in die die Proben (Pentanextrakte von frisch präparierten Stachelapparaten waren mit Filterpapierstückchen aufgesogen und diese auf Reißzwecken gesteckt) eingesetzt wurden. Vor den Probenlöchern war eine Überschreitungslinie markiert, und es wurde in Simultanversuchen die Zahl der Bienen ermittelt, die im Versuch die Überschreitungslinie in Richtung Probe überschritten. Die Ergebnisse wurden mit dem Chi-Quadrat-Test statistisch gesichert.

Für die großräumige Kolonieverteidigung von A. dorsata wurden die beiden Testproben 30 m vom Volk, und 10 m voneinander getrennt, den angreifenden Bienen geboten.

VI. BIOTESTERGEBNISSE

Es konnte gezeigt werden, daß auch die drei asiatischen Apis-Arten über eine chemische Gefahrenalarmierung verfügen, und daß auch bei diesen Arten der Ester Isopentylacetat (IPA) deutlich alarmauslösende Wirkung besitzt ($p < 0,001$). Die Ergebnisse der interspezifischen Vergleiche der Stachelwirksamkeiten ergaben im wesentlichen eine Abhängigkeit der Wirksamkeit vom Gehalt an IPA im Stachel der jeweiligen Art.

Dagegen zeigte sich bei Versuchen an Völkern der Zwerghonigbiene, daß ihr eigener Stachel dort aktiver ist als der von A. mellifica und A. cerana, obwohl er weniger IPA enthält als der der beiden höhlenbrütenden Arten ($p < 0,001$). Dieser Umstand führte zu der Vermutung, daß die Zwerghonigbiene außer IPA noch mindestens eine weitere, aktive Komponente im Stachelapparat besitzen könnte, die den genannten Widerspruch erklären würde.

VII. ANALYSEN

Um dies zu untersuchen, wurden die Stachelextrakte aller vier Honigbienenarten mit einem aus Gaschromatographie und Massenspektrometrie kombinierten Analysenverfahren bearbeitet. Dabei konnte im Stachel aller vier Arten neben IPA eine weitere Verbindung nachgewiesen werden, die als n-Octyl-1-acetat (nOA) identifiziert wurde. Im Stachelapparat von A. dorsata und A. florea aber ist neben IPA und nOA noch eine zusätzliche Substanz vorhanden: sie wurde als 2-Decen-1-yl-acetat (2DA) identifiziert und im Stachel der Zwerghonigbiene in einer Menge von ca. 1 μ g, und im Stachel von A. dorsata mit ca. 6 μ g quantifiziert. Beide Verbindungen wurden nach ihrer Identifikation synthetisiert und durch Testung mit den Naturextrakten verglichen.

VIII. nOA und 2DA IM BIOTEST

Bei der anschließenden Prüfung der synthetischen Substanzen zeigte sich, daß nOA innerhalb der Gefahrenalarmierung der vier Apis-Arten keine sicherbare Aktivität besitzt; die Verhaltensbeobachtungen bestätigen diesen Befund.

2DA hat bei Völkern von A. mellifica und A. cerana weder allein, noch in Vermischung mit anderen Substanzen eine alarmierende Wirkung, dagegen konnten bei den beiden freibrütenden Arten diese Substanz typische Verhaltensweisen zugeordnet werden:

A. florea reagiert auf Exposition von synthetischem 2DA mit der beschriebenen Pulkbildung auf dem Wabenfirst; die Bienen des Pulks verfolgen mit weit vorgestreckten Antennen jede Bewegung in ihrer Umgebung durch synchrones Kopfdrehen. Dabei lösen sich immer wieder einzelne Tiere aus dem Verband und unternehmen unvermittelt Stechflüge. 2DA dient also dazu, die Alarmbereitschaft nach erfolgter Alarmierung längere Zeit auf erhöhtem Niveau zu halten, als dies IPA mit seinem hohen Dampfdruck zu gewährleisten vermag. So kann im Falle einer neuerlichen Störung die Verteidigungsaktion ohne vorherige Anlaufphase (z.B. Zischverhalten) eingeleitet werden. Dabei werden vorher gestochene Objekte auch noch nach 5 min gegenüber nicht gestochenen bevorzugt angegriffen; die im Stachelapparat von A. florea vorhandene Menge IPA ist in der Regel nach etwa 3 min verdunstet. 2DA hat also bei der Zwerg-honigbiene auch eine zusätzliche, markierende Funktion.

Nach den Befunden der vorliegenden Arbeit hat 2DA für Kolonien der Riesenhonigbiene die Funktion, gestochene Objekte für längere Zeit als Feinde zu markieren, als IPA dies vermag: A. dorsata unterscheidet noch über 2 km von ihrem Nest entfernt, und mehr als 15 min nach Abschluß einer Verteidigungsaktion ein gestochenes Objekt eindeutig von einem nicht gestochenen. IPA ist bereits nach 6.- 9 min vollständig verdunstet, es kann somit nicht die Identifikation der Opfer nach 10 - 15 min auslösen. In Freiland- wie in Flugraumversuchen konnte gezeigt werden, daß tatsächlich 2DA mit seinem deutlich niedrigeren Dampfdruck (als IPA) für das nachhaltige Verfolgungsverhalten der Riesenhonigbiene verantwortlich ist. Es hat also im wesentlichen markierende Funktion, wirkt aber indirekt auch rekrutierend.

Man kann davon ausgehen, daß 2DA entsprechend der Definition einen neuen Typ von Bienenpheromonen darstellt; für diesen Typ möchte ich den Terminus "Feindmarkierungspheromon" vorschlagen. Dies in Abgrenzung zu - anders wirkenden - Markierungspheromonen wie z.B. solche, die der Spurmarkierung, der Substratmarkierung, der Futterplatz- oder der Nestmarkierung dienen.

Lebenslauf

Am 1. Oktober 1946 wurde ich, Jürgen Weiß, als Sohn des Pfarrers Georg Weiß und seiner Ehefrau Elisabeth geb. Paetow, in Fürth im Odenwald geboren.

Von 1952 bis 1957 besuchte ich die Grundschule in Schlierbach im Odenwald und trat danach in den humanistischen Zweig des Alten Kurfürstlichen Gymnasiums in Bensheim an der Bergstraße ein.

1958 übersiedelte ich mit meinen Eltern nach Offenbach/M, wo mein Vater eine neue Pfarrstelle angenommen hatte. In Offenbach besuchte ich von 1958 bis 1966 das Leibnizgymnasium. Im letztgenannten Jahr legte ich dort das Abitur ab.

Anschließend schrieb ich mich in der medizinischen Fakultät der Johann Wolfgang Goethe Universität in Frankfurt/M ein. 1967 wechselte ich das Studienfach und studierte dann bis 1974 Biologie, Deutsch und Pädagogik.

Am 1.10.71 heiratete ich meine jetzige Ehefrau Cornelia Weiß-Niedenthal geb. Niedenthal.

Im Mai 1974 absolvierte ich in den Fächern Biologie, Germanistik und Pädagogik das Staatsexamen für das Lehramt an Gymnasien.

Von 1974 bis 1977 arbeitete ich an meiner Dissertation unter dem Titel "Alarmpheromone und Kolonieverteidigung bei der Gattung Apis (Insecta: Hymenoptera)!" Die Promotion habe ich am 26.8.77 mit den mündlichen Prüfungen in Zoologie, Botanik und Biochemie abgeschlossen.

Meine akademischen Lehrer

waren die Herren Professoren

und Dozenten: Adorno, Beck, Brackert, Brakemeier, Burkardt,
Czerny, Döhler, Egle, Fasold, Fiedler, Frick,
von Friedeburg, Haag, Hanke, Hoffmann, Jander,
Kallert, Kohlenbach, Kuhl, Lange, Lindauer,
Lötschert, Merkel, Metzner, Mitscherlich,
Müser, Nyssen, Prokop, Ried, Rietschel, Rosen-
stock, Royen, Schaaf, Schlosser, von See,
Starck, Stern, Stöcklein, Stuckenschmidt,
Weber, Wild, Winter.

